

第20卷 第2期
1996年6月

水生生物学报
ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA

Vol.20, No.2
June, 1996

综述

有害藻类及其微生物防治的基础 ——藻菌关系的研究动态*

赵以军

刘永定

(中国科学院水生生物研究所, 武汉, 430072)

Q949.2
594

POSSIBLE MICROBIAL CONTROL ON THE ADVERSE IMPACTS OF ALGAE —CURRENT INFORMATION ABOUT THE RELATIONSHIP BETWEEN ALGAE AND MICROBES

Zhao Yijun and Liu Yongding

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

关键词 藻类, 细菌, 病毒, 真菌

Key words Algae, Bacteria, Viruses, Fungi

藻类植物, 有害藻类, 微生物防治
水产保护学,

如同有害的昆虫对农业造成巨大的危害一样, 有害的藻类对水产养殖业、供水行业也是为害深远的, 产毒蓝藻直接威胁人的健康。不过有害藻类并未象害虫那样引起人们足够的警惕和重视, 有害藻类本身的生物学基础、防治的需求、生物防治的方法和有效性等问题都还有待探索, 微生物防治有害藻类更未成为人类的重要实践, 本文正是对这类探索的一种反应。

1 藻类的危害

1.1 水华和赤潮

在湖沼和海洋中, 许多藻类生物可以形成水华。如蓝藻类颤藻属的 *Oscillatoria agardhii*, *O. redekei*, 束丝藻属的 *Aphanizomenon gracile* 等, 都会产生一些合成产物以及游离的酶(如磷酸酶), 通过分泌或分解进入水体。当藻类在水体形成水华或赤潮以后, 通过它们的生命活动, 能影响和改变水的理化性质。水体的透明度、混浊度和颜色都与藻类

* 博士后基金课题。

1995年5月31日收到; 1995年10月27日修回。

有关。蓝藻中,形成水华的有束丝藻属、微囊藻属、鱼腥藻属、胶刺藻属、腔球藻属等,由于它们的细胞内有伪空胞,故藻体都比水轻。形成水华的除蓝藻外,还有绿藻、金藻、硅藻等藻类。浮游藻类的种群随季节,以及水体的温度、光照、化学成分的变化而改变。因此,水华的形成也必然受到季节和水体物理化学因素变化的影响。在水体中,一年内物理化学因素的变化越大,藻类种群的变化也越大。

富营养型的湖泊大多分布在平原地区。水体中含有藻类发生、发展所需的足够的营养,常常有大量蓝藻繁殖,形成水华。绿藻(绿球藻目)、硅藻和微型鞭毛藻类(如隐藻类和绿色鞭毛类)也可能大量发生。

蓝藻的水华能引起直接或间接依靠水中藻类为食物的动物大量死亡,如赤鸥等飞禽、鸭等水禽、牛、鼠等。铜绿微囊藻、水华束丝藻在大量纯培养时产生的毒素,能致死实验动物老鼠。水华被风力推动而聚集起来,在气温上升后会很快腐败,引起水中的氧含量快速下降,威胁到水中动物如养殖鱼类的存活。在温暖地区,蓝藻水华的快速分解不会因夜间气温降低而减弱。蓝藻水华的分解产物通过饮水途径对家畜造成毒害。

甲藻在海岸、海湾及海洋中大量生长繁殖,使海水表层变成红色,即所谓“赤潮”。赤潮的发生一方面消耗近岸海区浅水中的氧而损害养殖业;另一方面,它产生毒素,一些可食用的软体动物吃了这些产毒素的鞭毛藻类,毒素便进入到软体动物体内,人吃了在近海生活的这类软体动物,也会造成中毒。大西洋、印度洋、日本海、我国沿海地区都发生“赤潮”。绿胞藻类的 *Chattonella subsalsa*,甲藻类的 *Gonyaulax polygamma* 产生毒素引起鱼类死亡。在葡萄牙,食用贝类如鸟蛤、缀锦蛤和贻贝在某些情况下变成有毒的,其原因就是水中浮游的原甲藻大量发生,甲藻的毒素通过食物链转移到了这些软体动物的体内。环沟藻属的 *Gymnodinium veneficum* 能分泌一种毒素,引起鱼类和试验动物死亡。

1.2 附生和着生藻类

颤藻属和席藻属的丝状蓝藻在池塘、孵化鱼池的池壁或底部繁殖,使池塘中养殖的鱼类带一种令人不愉快的沼泽底泥的气味。硅藻也会引起鱼的死亡。硅藻附着在幼鱼的鳃上,并在鳃上继续进行同化的作用,使鱼表皮上发生气泡,直至使鱼死亡。海湾养殖的贝类,也有因鳃部被大量出现的一种浮游硅藻 *Thalassiosira decipiens* 阻塞而致死的。

军舰和渔船上常常附生大量的藻类,造成船体的腐蚀和行驶的困难,为了解决这个问题,通常在船的外部涂上一层硫酸铜,这样虽然暂时杀死了长在船体上的藻类,但是时间长了,随着硫酸铜的消耗而逐渐失去了效用。因此目前还在寻找更有效、更持久的防治办法。城市的雕塑也因藻类的附生而被侵蚀,这是雕塑家和环保人员头痛的问题。

1.3 致疾病藻类

有些藻类直接感染鱼类,引起鱼类生病甚至死亡。有人观察到,绿球藻类附在一些鲤科鱼类如 *Tinca vulgaris*、鲈鱼的皮肤和鳃上,引起化脓。颤藻属的一些种类感染鳟鱼导致死亡。池塘、湖泊中的藻类并不是绝对有益于养殖业。在一定条件下,藻类的发生对池塘养鱼和水产养殖业有害。坚韧的丝状藻类和网状的藻类如水网藻,在孵化池中和某些养鱼池中是令人讨厌的,它们会使小鱼很容易留挂在紧密而紊乱的藻丝上,从而失去了摄取食物的自由;而且,这些藻类的生长引起水体氢离子浓度变化、水体向碱性转变,在藻丝丛中 pH 值往往就会超过 10,如此高的 pH 值超过了鱼的忍受极限,致鱼死亡,水中 pH

升高后,会在鱼的背部观察到表皮坏死和皮肤破裂。

1.4 产毒素藻类

早在一百多年前,Francis 第一次发表了某些蓝藻水华引起动物中毒的报告。1900 年就有水华束丝藻引起牛中毒的报道。六十年代中期又有许多文章报道蓝藻水华引起动物甚至人中毒的情况。Schwimmer 在综述中提及多起北美洲大平原的湖泊、水库和池塘使动物中毒事件。在欧洲、亚洲、非洲、大洋洲及南美洲也有类似的动物中毒情况发生。已经知道蓝藻对哺乳动物、飞禽、鱼类是有毒的,也引起人类发生疾病。已知的产毒素藻类有蓝藻、甲藻、金藻中的一些种。如铜绿微囊藻、水华束丝藻、水华鱼腥藻、居氏腔球藻、细针胶刺藻、节球藻等。许多形成“水华”和“赤潮”的藻类是有毒的。

铜绿微囊藻产生一种特殊的环状多肽内毒素。毒性的程度因不同的微囊藻种群而很不一样,有的微囊藻藻株产生的毒素能在 1h 内引起试验动物(老鼠)死亡;水华鱼腥藻形成的水华也有有毒的和无毒的两类情况。在世界许多地方发生过藻类引起中毒的事件,包括引起鱼、禽、牛和人中毒,微囊藻和节球藻也引起鸭子死亡。金藻类的 *Prymnesium parvum* 在水体中繁殖,引起鱼类死亡。这种藻在水中生长使水变成黄褐色。在丹麦、荷兰、巴勒斯坦等地出现过这种情况。

海洋中甲藻类的 *Gonyaulax catenella* 产生使人致死的毒素。

1.5 藻类杂草

有两类藻类杂草,一是形成交织层的丝状的和网状的藻类,如水绵、水网等;二是固着生长的大型藻类,如轮藻、丽藻。坚韧的丝状的和网状的藻类在水中的生长时期往往较长,而分解又很慢,它们夺取水中的营养物质,使这些物质在营养循环中出现新的回路。池塘中如形成块片状的丝状藻类的垫状物,则通常这样的地方完全成为一片清水,很少有其他微型浮游生物的存在。

在捕鱼的时候,大量生长的藻类会堵塞网具,造成作业困难。丝状的和网状的藻类大量繁殖无疑是造成这种情况的主要原因:硅藻的大量产生也会造成这样的危害,如硅藻胶状的藻泥会堵塞网目,或污染鱼网。在世界许多地方,都有直链藻属大量发生而增加捕鱼困难的情况。

这些藻类在春天大量生长,会破坏钙和碳酸的平衡,引起游离碳酸根的缺乏。

2 有害藻类防治技术的现状

一般来说,有害藻类的防治有两条基本途径:一是控制它们在水体中的生长繁殖而保持其适宜的生物量;二是采用各种办法杀死它们。目前防治藻类的危害主要采取下列技术办法。第一,结合排污处理工程,去除排放水中的磷、氮等营养物质,以防止藻类在水体的过度生长繁殖,控制其生物量,使之不致于造成危害。第二,广泛使用杀藻剂(Algicide 或 Algaecide)如硫酸铜等,直接杀死藻类,减少其生物量,由此来控制其危害的程度。Gibson^[1]证明,水华鱼腥藻对铜的吸收特别敏感。在固氮蓝藻占优势的水体中用 0.5% 的铜就能抑制其固氮作用,认为是一个经济的防治水华的方法。第三,在水体中引进合适的其它生物,如鱼苗、甲壳动物或漂浮被子植物等,它们直接或间接以藻为食、或消耗水中的营养物质,或影响藻类的光合作用等,从而抑制藻类的过度生长和控制其危害的程度。除

此之外,可以用微生物的方法来对付那些有害的藻类,这些微生物主要包括病毒、细菌、真菌等;虽然放线菌分泌一些抗生素(如链霉素等)也可能应用到有害藻类的生物防治上,但是毕竟该方面的报道极为少见,故本文将不讨论有关放线菌溶藻的情况。藻类病原微生物的溶藻了解相对多一些的是细菌,有关病毒、真菌的报道则很少。

3 有害藻类微生物防治的基础

3.1 病毒溶藻的概况

根据宿主的不同,藻类病毒可为原核藻病毒和真核藻病毒,原核藻病毒即蓝藻病毒,它们与噬菌体的形态、结构、分子组成以及对宿主的感染方式极为相似,被归于噬菌体一类,因而也被称作“噬蓝藻体”或“噬藻体”^[2];而真核藻病毒或病毒类粒子(Virus-like particles, VLPs)则一般为多面体的粒子,它们是完全不同于蓝藻病毒或噬藻体的病毒类型,所以有关藻类病毒学的研究,通常是将它们分开进行的。

早在七十年代就进行了原核藻病毒或噬藻体比较细致的研究,如感染 *Lyngbya*, *Plectonema*, *Phormidium* 三类藻的、分布最广的“LPP 型”噬藻体,和感染 *Anacystis nidulans* 和 *Synechococcus* 的“AS 型”噬藻体,已经有了多年的研究积累;而真核藻病毒或 VLPs 虽然自七十年代初发现至今已经多年了,但是对它们的研究要微弱得多,可以说尚停留在很表面的层次上,除了感染与草履虫 *Paramecium bursaria* 管内寄生的“PBCV”型之外,其它的真核藻病毒或 VLPs 的定性和感染宿主的情况所知甚少。

病毒或 VLPs 不仅广泛存在于各种水环境中,同时也是浮游生物的活跃的成员^[3];病毒或 VLPs 在海水中的浓度高达 10^4 — 10^9 粒子/ml,大大超过了传统的推断^[3,4]。淡水中的含量也高得惊人,例如对挪威 Raunefiorden 湖春季硅藻水华期间的病毒粒子含量的测定,水华前为 10^5 个/ml,水华高峰期间为 1.3×10^7 个/ml^[5]。因此病毒或 VLPs 在浮游生物群落演替中可能具有极其重要的作用,是通过特异性溶解宿主来维持种群关系平衡的关键因子^[6]。病毒或 VLPs 对浮游植物群落及初级产物的影响也有不少报道^[6]。例如 Van Etten 等人^[7]对自然水体中的 PBCV 效价进行了测定,PBCV 在 *Chlorella* 藻苔上的噬藻斑单位(PFU)高达 4×10^4 /ml 水。最近已有病毒溶解水华的报道。如 1985 年以来,美国纽约的罗德岛(Rhode Island)附近的海湾每年夏季都发生一种叫做“褐潮”(Brown tide)的大水华,高峰时藻密度高达到 10^9 个/ml。尽管这种水华来势凶猛,但是总是突然地消失^[8]。经研究发现,这种由金藻的 *Aureococcus anophagefferens* 引起的水华之所以突然地消退,是由于藻的细胞中出现了大量的病毒,这些病毒特异性地在该藻的细胞中繁殖,并且传染性极强,所以很快将整片水华溶解掉。

由于在水华和产毒蓝藻中常发现藻细胞含有病毒和 VLPs,病毒和 VLPs 也许能用于对水华的控制和抑制有毒藻类的生长^[8,9]。Procter 和 Fuhrman 认为,病毒或病毒类粒子是潜在的海洋生态的重要调节因子;病毒造成的藻溶解明显地导致微藻群落的消亡,并且病毒作为藻种群的显著的控制因素——如调节藻种群的遗传基因库^[8]、有机溶解物质的水平的保持者,受到了越来越广泛的关注和认可^[6,9]。

有的病毒或 VLPs 有“共专一的宿主”(Cospecific host),特异性地感染亲缘关系近邻的一些藻^[10,11],因此这类病毒可用作转移致死基因的载体,杀死有害或不需要的藻类。

3.2 真菌溶藻的概况

大多数真菌溶藻是关于壶菌 Chytrids 方面的, 其他真菌抑制藻类生长和溶藻只是近年来稍有一些报道。真菌对藻类的直接影响主要有两个途径: 一是释放抗生素或抗生素类的物质, 一是寄生溶藻。

青霉素是青霉菌分泌的一种已广泛用于医药和科研的抗生素, 青霉素不仅抑制细菌的生长, 而且对藻类也有很强的毒性。Kumar^[12]用青霉素测试蓝藻的敏感性, 发现浓度仅 0.02ul/ml 的青霉素就足以抑制组囊藻 *Anacystis nidulans* 的生长。早在 60 年代就已知头孢菌素 C (Cephalosporin C) 是由几个支顶孢真菌 *Acremonium chrysogenum*^[13] 的品系及一些丝胞壳属 *Emericellopsis* 的种类^[14,15] 产生的。头孢菌素 C 与青霉素一样, 都是 β -内酰胺 (β -actam) 类型的抗生素, 其作用机制也可能同青霉素一致; 通过抑制粘肽合成的后期酶活性, 和阻止初生粘肽与既有的完整粘肽上^[16] 侧链相联接, 来阻止蓝藻细胞壁中的粘肽层 (L2 层) 的形成。由于失去了主要骨架结构的粘肽层支持, 细胞变形, 大多数的细胞变成球形体或原生质体, 随后被溶解掉。Redhead 和 Wright^[17] 用头孢菌素 C 以及支顶孢属的 *Acrem. kiliense* (ALF-62) 的滤液作用于水华鱼腥藻之后, 在电镜下观察到了球形体和原生质体的形成。他们还头孢菌素 C 的致敏浓度进行了测试, 发现只使用 0.02ml 的浓度为 10ug/ml 头孢菌素溶液, 水华鱼腥藻的周围就形成了溶藻圈。

真菌在藻类的寄生是比较普遍的, 报道最多的寄生的宿主是水绵属 *Spirogyra* sp. 的藻类, 寄生物有卵菌纲 Oomycetes^[18-20]; 细长腐霉 *Pythium gracile*^[21]; 噬藻丝水霉 *Aphanomyces phycophilus*^[22] 和星状水霉 *Saprolegnia asterophora*^[23] 等真菌。Van Donk 和 Ringelberg^[24] 在冬季及早春的硅藻水华中发现有壶菌寄生。其中浮游接根壶菌 *Zygorhizidium planktonicum* 对美丽星杆藻 *Asterionella formosa* 有很强的寄生溶藻效果, 是所记录到的最高感染的例子。例如, 在合适的环境条件下, 它在美丽星杆藻中的寄生和繁殖使该藻的生长受到强烈的抑制并使藻水华很快消失。

研究表明, 温度影响浮游接根壶菌对美丽星杆藻的感染。例如 1.5℃ 低温时感染活性被抑制, 美丽星杆藻的生长超过其他的藻类; 但是在 5℃, 10℃ 及 15℃ 时, 真菌的相对繁殖速度大大提高, 进而表现出很高的感染性, 宿主很快死亡。温度作为浮游接根壶菌对美丽星杆藻的寄生的限制因子, 不仅在实验室条件下表现出来, 而且在自然水体中也存在, 例如 Van Donk 和 Ringelberg^[24] 调查几种浮游硅藻的种群演替情况时发现, 霜期延长的时候, 美丽星杆藻非常茂盛地生长, 达到非常大的藻密度; 而美丽星杆藻的高度繁衍和发展使其他的硅藻如汉氏冠盘藻 *Stephanodiscus hantzschii* 和星形冠盘藻 *S. astraca* 受到抑制; 霜季过后, 美丽星杆藻立刻消失, 后两种藻则茂密生长, 形成水华^[25]。这说明, 冬季的低温暂时抑制了浮游接根壶菌的寄生活性, 使宿主美丽星杆藻的数量迅猛增加, 排他性地构成大水华; 而温度的升高则明显地提高了浮游接根壶菌的活性, 美丽星杆藻受到强烈抑制而死亡, 别的浮游硅藻则得以快速地生长。

3.3 细菌的溶藻

3.3.1 研究现状 溶藻细菌对水华的控制、维持藻的生物量的平衡有非常重要的作用^[26,27]。溶藻的细菌在国内外的文献中陆续有一些报道, 粘细菌 *Myxobacter* 是最主要的溶解蓝藻的细菌^[28]; 此外, 溶藻细菌还有: 噬胞菌属 *Cytophyta*^[29], 纤维弧菌属

Cellvibrio^[30], 屈挠细菌属 *Flexibacter*^[31], 蛭弧菌 *Bdellovibrio* 和杆菌 *Bacillus*^[32] 等。早在 1942 年 Geitler 报道了一种粘细菌 *Polyangium parasiticum* 寄生在刚毛藻 *Cladophora* 中, 使藻死亡。1968 年 Wu 等发表了一个初步报告: 一种粘细菌对雪松聚球藻 *Synechococcus cedrorum* 和鞘丝藻属 *Lyngbya* 有溶解作用, 不过这种能力在传代中消失了。Stewart 和 Brown^[29] 报道了四种粘细菌——*Myxococcus xanthus*, *M. fulvus*, *M. sp.*, *Sorangium sp.* 溶解念珠藻 *Nostoc*。而 Caiola 和 Pellegrini^[26], Daft 等^[27], Shilo^[28], Stewart 和 Brown^[29], 李勤生和黎尚豪^[33], Dakhama 等^[34] 等人则对溶藻细菌特性以及细菌溶藻的细微结构的变化, 作了较详细的描述。

一般来说, 细菌对藻的生长的抑制和藻细胞的溶解, 主要有以下几种情况:

- 1) 藻同粘细菌直接接触, 宿主细胞壁溶解^[28,31];
- 2) 细菌释放有毒物质到环境中, 非选择性地杀伤藻类细胞^[35];
- 3) 藻同细菌竞争有限的营养物质而失败^[36];
- 4) 噬菌体同时是噬藻体, 从细菌转移到蓝藻细胞中使新的宿主溶解^[37]。

一般文献报道较多的是粘细菌和蓝藻细胞直接接触的溶藻, 以及细菌释放细胞外物质到环境中, 对藻的生长的抑制或溶解。

3.3.2 粘细菌直接接触溶解蓝藻 粘细菌溶解蓝藻的范围很大。Shilo^[28] 用几种从水塘中分离出来的粘细菌做溶藻试验, 测试的 10 种蓝藻中有 8 种被溶解, 这 8 种藻是: 单细胞的 *Anacystis nidulans*, *Coccochloris penyocystis*, 和丝状的 *Nostoc sp.*, *Plectonema boryanum*, 颤藻属的 *Oscillatoria prolifera*, 钝顶螺旋藻 *Spirulina platensis* 及一种螺旋藻 *S. tenuis*。不敏感的两种植物是丝状的柱胞鱼腥藻 *Anabaena cylindrica* 及单粒两栖颤藻 *O. amphibia*。实验中还使用了两种真核藻类: 绿藻的蛋白核小球藻 *Chlorella pyrenoidosa* 和小定鞭金藻 *Prymnesium parvum*, 但它们对粘细菌不敏感。

电子显微镜下观察到, 粘细菌很快滑向宿主细胞并用极尖 (Polar tip) 紧紧与细胞联接, 宿主细胞在 20min 后被溶解; 随后细菌转向附近的细胞, 几分钟后, 这些细胞也被溶解掉。有时数百个细菌同时攻击一个宿主细胞, 其作用方式与上面的一样。作者推测, 细菌同宿主必须直接接触才能使宿主细胞溶解。例如, 在固体的琼脂培养基上比在液体培养基中的溶藻要快, 而且如果摇动液体培养瓶, 则不再有溶藻的现象发生。这可能是由于摇动时中断和阻止了细菌与藻的直接接触, 所以藻依然能正常生长。如果把细菌的过滤液与培养液相混合来培养这些蓝藻, 蓝藻的生长并不受到影响, 这说明粘细菌并未分泌溶解蓝藻的化学物质, 细菌是通过与宿主直接接触的方式来完成溶藻的。不过 Shilo^[28] 认为, 二者接触时, 细菌可能分泌了一些能溶解纤维素的酶, 细菌是通过消化掉宿主的细胞壁来达到溶藻的目的。

Daft 等^[27] 从废水中分离出 9 种粘细菌, 发现它们能溶解鱼腥藻 *Anabaena*, 束丝藻 *Aphanizomenon*, 微囊藻 *Microcystis* 及颤藻 *Oscillatoria* 的不少种。大量的实验证实, 这种细菌-宿主直接接触的溶藻只发生在宿主的营养细胞, 而异形胞没有受到影响^[28,33]。水体中粘细菌的溶藻效果受客观条件的影响, 如下面的情况对溶藻有利:

- 1) 高度含氧的水体 (粘细菌属好气菌);
- 2) 含有高浓度细菌 (不一定是粘细菌) 的污水的流入;

3) 如果水华的蓝藻正受到别的病原体或食藻类的侵害, 那么粘细菌就有可能彻底地溶解掉这些水华的藻类;

4) 中性或碱性的环境 (pH7.2—9.5), 对粘细菌的溶藻十分有利。

此外, 粘细菌在富含有机物质的水体中往往显示很强的溶藻功效^[38]。营养缺乏影响细菌的生长, 因为这样细菌达不到溶解水华蓝藻必需的密度; 同时细菌因数量少, 在同藻的生存竞争中处于不利的地位; 富含藻类的水体中往往有机物质含量丰富, 因而在水体中常发现藻类的数量越多, 细菌的含量越大; 蓝藻水华中常常伴随有大量的粘细菌存在^[27,39]。需要指出的是, 粘细菌不仅溶解有害的蓝藻 (如水华蓝藻), 也溶解有益蓝藻 (如固氮蓝藻)^[33]。

3.3.3 细菌进入宿主细胞溶藻 这是一种极其少见的事件, 尽管七十年代有过细菌寄生在蓝藻细胞和绿藻细胞中的报道, 但是这些寄生并不一定引起藻体的自溶, 因此细菌进入宿主细胞并溶藻的情况就有特殊的意义。铜绿微囊藻在我国是最常见的水华和产毒蓝藻。有人从水华铜绿微囊藻中分离出一种类似蛭弧菌的细菌^[26], 这种细菌能够进入铜绿微囊藻的细胞内并溶解宿主。它首先分泌一种可溶解粘肽层的外毒素, 消化掉宿主细胞壁的某些特定部位, 随后细菌的纤维多糖蛋白质复合体向外延伸, 形成一种功能类似“桥”的结构, 把细菌粘合到被消化掉的细胞壁部位上, 细菌再经由这种“桥”结构进入到宿主细胞内, 有人认为, 细菌的这种纤维多糖蛋白质复合体的特殊结构, 对细菌和蓝藻的生理学和生态学有非常重要的意义。此外, 细菌的细胞膜还有管状的构造与宿主细胞膜粘附。宿主细胞外胞质空间膨胀, 质膜增厚; 原生质收缩, 细胞结构崩溃, 质膜变薄断裂, 溶解细胞的原生质中只剩下伪空泡, 但不久也破裂, 有的收缩成薄膜状或者块状物质。细胞溶解后, 仅残存破碎的细胞壁、伪空泡及质膜的碎片。宿主被溶解的过程中, 在细胞质外胞质空间的细胞挤压而被拉长, 立刻用多价裂殖方式繁殖大量的外形略圆的细菌, 这些后代细菌释放后, 再去感染别的细胞。作者推测, 铜绿微囊藻水华的快速消失, 可能与这类细菌的专性感染有关, 在水华形成过程中, 细菌起着维持藻生物量平衡的重要作用。

3.3.4 细菌分泌有毒物质溶藻 细菌进入宿主细胞内溶藻的情况十分少见, 而细菌释放非专一性的抗生素类物质杀死藻细胞的例子则屡见不鲜。这些细菌常见的有: 蛭弧菌 *Bdellovibrio*、假单胞菌 *Pseudomonas*^[35]、杆菌 *Bacillus* 等^[32]。铜绿假单胞菌 *Pseudomonas aeruginosa* 已知能产生大量的抗生素类物质, 如扩散性吩嗪色素物质, 这些物质不仅对细菌有活性, 其中有的也对藻类有抑制作用。近年来有人^[34]从这种细菌中提取了几种特异地杀藻的抗生素物质。其中有些因子如 1-羟基吩嗪和氧氯菌素极强烈地抑制蓝藻和绿藻的生长。这些颜色鲜艳、溶解琼脂的抗生素类物质分子量小, 耐热、抗酶解, 在琼脂培养基上 (4℃) 能保持三个月的活性不变。铜绿假单胞菌是常见的分泌对藻有毒的细胞外物质的细菌, 此外, 有人报道^[43]施氏假单胞菌 *Pseudomonas stutzeri* 能释放一些高活性抑藻的化学物质, 这些化学物质是已知的对藻类具有最强的杀伤力的细菌产物, 并且具有选择性杀伤生物的特殊性质。例如将这类细菌同绿胞藻类的 *Chattonella antiqua* 以及黄尾鱼一起培养, 藻被杀死, 黄尾鱼却未受到任何影响。C. *antiqua* 是一种易形成所谓“赤潮”的有害藻, “赤潮”发生时人工饲养的经济鱼类黄尾鱼大量死亡, 为了挽救“赤潮”造成的渔业损失, 不少人一直在寻找对付这种藻的生物防治办法。

Ishio 等从海洋污水中分离出了一种弧菌 *Vibrio alginifestus*, 该菌能分泌所谓“甲藻生长抑制剂 (DGI)”的化学物质, 可对 *C. antiqua* 致死, 不过该 DGI 的毒性不太稳定。后来 Hayashida 等人从海洋沉积物及污水工厂的充气罐中分离获得了三株假单胞菌 *P. stutzeri* A41, *P. stutzeri* B47, *P. stutzeri* MM4, 它们均产生 DGI, 这种 DGI 对 *antigua* 不仅有强烈的杀死作用 (最低致死浓度为 0.5%) 以及具有选择性的功效, 而且毒性稳定 (4℃ 时三个月毒性保持不变), 所以看来这些化学因子是非常理想的抑藻因子。另外还发现, 这类细菌特别喜爱在污水植物中生长。因此在实际工作中, 可以考虑利用这些污水植物大量生产这类细菌, 以用于治理“赤潮”和保护经济鱼类的生长。

3.3.5 细菌协助病毒溶藻 Cannon 和 Shane 证实, 氯霉素能抑制蓝藻的蛋白质合成, 亚致死的抗生素浓度使藻细胞处于“应急状态” (Stress) 或“亚致死状态”, 从而促进噬藻体 LPP-1D 和 LPP-2 的溶藻; 同时他们还报道了丝裂霉素 C (Mitomycin C) 能诱导藻病毒溶解鲍氏织线藻 *Plectonema boryanum*。Reim 等在杆菌中也发现了这类溶藻方式。他们在一个污水塘中分离得到一种革兰氏阴性、产孢子的杆菌 *Bacillus brevis* 247, 这种细菌的滤液能够抑制藻类的生长。提取滤液中的抗生素后, 用亚致死的浓度对藻进行试验, 发现几日之后, 所有的七种丝状蓝藻都出现了藻丝肿胀, 培养液呈现略黄的绿色, 这些现象标志着藻处于“亚致死状态”或“应急状态”, 此时将几种噬藻体 LPP-1, LPP-1D, LPP-2 分别加入到这七种藻的培养液中, 结果加入 LPP-1D 和 LPP-2 的所有七种藻很快溶解 (只有加入 LPP-1 的溶藻没有发生)。

由于细菌具有非选择性溶藻的作用, 病毒具有专一性溶藻的特点, 这种在细菌的协助之下, 病毒可以加快溶解有害的藻类的情况, 为我们提供了又一条治理水华、杀死产毒蓝藻、清除污水藻类以及维持浮游植物的种群平衡的新路。

参 考 文 献

- [1] Gibson C E. The algicidal effect of copper on a green and a blue-green alga and some ecological implication. *J. Appl. Ecol.*, 1972, 9: 513—518.
- [2] Sherman L A, Brown R M. Cyanophage and virus of eukaryotic algae. in *Comprehensive virology.*, 1978: 145—234.
- [3] Bergh O. et al. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature.*, 1989, 340: 467—468.
- [4] Proctor L M, Fuhrman J A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature.*, 1990, 343: 60—62.
- [5] Bratbak G. et al. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Appl. Environm. Microbiol.*, 1990, 56: 1400—1405.
- [6] Suttle C A. et al. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature.*, 1990, 347: 467—469.
- [7] Van Etten J L. et al. Virus and viruslike particles of eukaryotic algae. *Microbiol. Rev.*, 1991, 55: 586—620.
- [8] Sieburth J M. et al. Ultrastructure and ecology of *Aueococcus anophagefferens* Gen. et sp. nov. (Chrysophyceae), the dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, summer 1985. *J. Phycol.*, 1988, 24: 416—425.
- [9] Milligan K L D, Cosper E M. Isolation of virus capable of lysing the brown tide microalga, *Aureococcus anophagefferens*. *Science.*, 1994, 266: 805—807.
- [10] Müller D G. Intergeneric transmission of a marine plant DNA viruses. *Naturwissenschaften.*, 1992, 79: 37—39.
- [11] Müller D G, Frenzer K. Virus infection in the marine brown alga, *Feldmannia irregularis*, *F. simplex*, and *Ectocarpus siliculosus*. *Hydrobiologia.*, 1993, 260 / 261: 37—44.

- [12] Kumar H D. Streptomycin and penicillin-induced inhibition of growth and pigment production in blue-green algae and production of strains of *Anacystis nidulans* resistant to these antibiotics. *J. Experim. Bot.*, 1964, **15**: 232—250.
- [13] Trown P W, et al. Incorporation of acetate into cephalosporin. *Biochem. Journal.*, 91, 1962, **84**: 157—166.
- [14] Elander R P, et al. Antibiotic production by various species and varieties of *Emertwellopsis* and *Cephalosporinm*, *Antimicrobial Agents Annual*, 1960, **1**: 91—102.
- [15] Korzybski T, et al. Antibiotics—origin, nature, properties. Polish Scientific Publishers, 1967.
- [16] Spratt B G. The mechanism of action of penicillin. *Sci. Prog.*, 1978, **65**: 101—128.
- [17] Redhead K, Wright S J L. Isolation and properties of fungi that lyse blue-green algae. *Appl. Environm. Microbiol.*, 1978, **35**: 962—969.
- [18] Sparrow F K. Two new species of *Pythium* parasitic in green algae. *Ann. Bot. (London)*, 1971, **45**: 257—277.
- [19] Paterson R A. Parasitic and saprophytic Phycomycetes which invade planktonic organisms. II. A new species of *dangeardia* with notes on other lacustrine fungi. *Mycologia.*, 1958, **50**: 453—468.
- [20] Miller C E. Some aquatic Phycomycetes from Lake Texoma. *J. Elisha Mitchell Sci. Soc.*, 1961, **77**: 294—298.
- [21] Cejp K. Further studies on the parasitic of Conjugates in Bohemia. *Bull. Int. Acad. Sci. Bohem.*, 1933, **34**: 1—11.
- [22] Davis J J. Notes on parasitic fungi in Wisconsin. IV. *Trans. Wis. Acad. Sci.*, 1919, **19**: 681.
- [23] Stephen J, Erb K. Parasitism of *Spirogyra*. *New Phytol.*, 1984, **20**: 12—19.
- [24] Van Donk E, Ringelberg J. The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen I (the Netherlands). *Freshwat. Biol.*, 1983, **13**: 141—145.
- [25] Dorgelo J, et al. The late winter / spring bloom and succession of diatoms during four years in Lake Maarsseveen, *Verhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie.*, 1981, **21**: 938—941.
- [26] Caiola M G, Pellegrini S. Lysis of *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) by *Bdellovibrio*-like bacteria. *J. Phycol.*, 1984, **20**: 471—475.
- [27] Daft M J, Stewart W D P. Ecological studies on algal-lysing bacteria in fresh waters. *Freshwat. Biol.*, 1975, **5**: 577—596.
- [28] Shilo M. Lysis of blue-green algae by myxobacter. *J. Bacteriol.*, 1970, **140**: 453—461.
- [29] Stewart J R, Brown R M. Cytophage that kills or lyses algae. *Science.*, 1969, **164**: 1253—1254.
- [30] Granhall U, Berg B. Antimicrobial agents of *Cellvibrio* on blue-green algae. *Arch. Mikrobiol.* 1972, **84**: 63—87.
- [31] Gromov B V, et al. A flexibacter that lyses blue-green algae. *Microbiology.* 1972, **41**: 952—956.
- [32] Reim R L, et al. The characterization of a *Bacillus* capable of blue-green bactericidal activity. *Can. J. Microbio.*, 1974, **20**: 981—986.
- [33] 李勤生, 黎尚豪: 溶解固氮蓝藻的细菌. 水生生物学集刊, 1981, **7**(3): 377—384.
- [34] Dakhama A, et al. Stimulatory and inhibitory effects of *Pseudomonas* on the growth of algae. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1989, **1714**: 46—51.
- [35] Dakhama A, et al. Isolation and identification of antialgal substances produced by *Pseudomonas aeruginosa*. *J. Appl. Phycol.*, 1993, **5**: 297—306.
- [36] Colwell F S, Speidel H K. Diffusion through a double-sided plate: development of a method to study algae-bacterium interactions. *Appl. Environm. Microbiol.*, 1985, **50**: 1357—1360.
- [37] Zavarzina N B. Lysis of *Chlorella* cultures in the absence of bacteria. *Microbiology.*, 1964, **33**: 595—609.
- [38] Fraleigh P C, Burnham J C. Myxococcal predation on cyanobacterial population: Nutrient effects. *Limnol. Oceanogr.*, 1988, **33**: 476—483.
- [39] Daft M J, Stewart W D P. Light and electron microscope observations on algal lysis by bacterium CP-1. *New Phytol.*, 1973, **72**: 799—808.